

УДК 576.895.771

ИТОГИ КАРИОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ
ФАУНЫ КРОВОСОСУЩИХ МОШЕК (DIPTERA: SIMULIIDAE)
АРМЕНИИ

© Э. А. Качвоян, Н. А. Петрова, Л. А. Чубарева

В работе приведены результаты изучения кариотипов 31 вида мошек (из 50 известных для фауны Армении), относящихся к 12 родам. Изучены морфологические и структурные особенности политетенных хромосом ядер слюнных желез и митотических хромосом гонад и ганглиев личинок. Проведен сравнительный анализ кариотипов разных таксонов. Установлено, что подавляющему большинству исследованных видов свойственно $2n = 6$; лишь виды рода *Eusimulium* имеют $2n = 4$. Каждый вид характеризуется видоспецифической дисковой последовательностью политетенных хромосом и мононуклеолярным типом ядра. Широко распространенные виды обладают полиморфизмом по гетерозиготным инверсиям и добавочным В-хромосомам. Показана целесообразность применения кариологического метода в таксономической диагностике мошек, в особенности трудно различимых по морфологическим признакам.

Мошки, подавляющее большинство которых являются злостными кровососами человека и животных, широко распространены на территории Армении, во всех ее ландшафтных зонах. Слюна мошек ядовита, укусы болезнены и вызывают серьезные заболевания. Отсюда — важное медико-ветеринарное значение этих насекомых. Видовая диагностика мошек представляет значительные трудности из-за их малых размеров (3—7 мм) и слабо выраженных морфологических различий. Поскольку кровососами являются только самки, именно они наиболее часто попадают в руки исследователей, однако видовые различия у них выражены значительно слабее, чем у самцов. Наиболее надежным видовым критерием являются структурные особенности гениталий самцов, и для того чтобы иметь эти показатели, необходимо из собранных в природе зрелых куколок выводить самцов в лабораторных условиях. Это не всегда удается.

В результате обитания личинок и куколок мошек в сходных условиях водной среды их видовая дифференциация не сопровождалась появлением резких морфологических различий, по которым можно было бы легко распознавать виды, в особенности это относится к личиночным фазам. В связи с этим при диагностике сем. Simuliidae целесообразно наряду с традиционными морфологическими признаками использовать данные кариологического анализа. Известно, что личинки мошек, как многие другие двукрылые насекомые, характеризуются наличием в ядрах клеток слюнных желез гигантских политетенных хромосом, со свойственной им видоспецифической дисковой структурой. Отсюда — надежность кариотипа как видового таксономического признака.

За прошедшее время в систему сем. Simuliidae внесены существенные дополнения и изменения (Рубцов, 1974; Crosskey, 1988; Рубцов, Янковский, 1984). Так, виды рода *Metacnephria* ранее (Рубцов, 1956; Тертерян, 1968) входили в род *Cnephia*; *Montisimulium alizadei* — в род *Eusimulium*; названия родов *Cnetha* и *Chelocnetha* сведены в синоним *Nevermannia* (Crosskey, 1988). Эти данные учтены в нашей сводке.

Задачей настоящей работы является обобщение кариологических данных, полученных нами в результате многолетнего изучения мошек Армении, фауна которой в

определенном объеме была уже известна (Тертерян, 1968). В статье приводится перечень видов фауны Армении с кариологической характеристикой каждого вида, с указанием времени, места сбора и числа изученных особей, а также ссылка на литературу. Перечисление родов осуществлено по системе Рубцова (1974), виды внутри каждого рода приведены по алфавиту.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сборы личинок, куколок, а иногда и имаго мошек, проводили в разных районах Армении, на разных высотах от 700 до 2100 м над ур. м. как в крупных реках, так и в небольших горных ручьях и оросительных каналах, в густонаселенных районах республики и вдали от них. Фиксация материала проводилась на местах сборов, использовалась смесь 96-градусного этанола и ледяной уксусной кислоты (3 : 1). Применена методика приготовления давленых ацето-орсениновых препаратов слюнных желез, гонад и ганглиев личинок (Чубарева, Петрова, 1980). Материал в периодически сменяющем фиксаторе постоянно находился в холодильнике.

Кариотипические признаки анализировали на политенных хромосомах ядер слюнных желез и на метафазных пластинках делящихся клеток гонад и ганглиев личинок старшего возраста с оформленными дыхательными нитями. Наиболее удачные временные препараты с хорошо расправленаими политенными хромосомами переведены в постоянные и хранятся в Зоологическом институте РАН. Абсолютные длины политенных хромосом с помощью рисовального аппарата РА-4 определяли по контуру хромосом при увеличении микроскопа 90 × 7 с последующими измерениями курвиметром продольной оси хромосом и пересчетом показаний в микрометры. Хромосомы, согласно уменьшению их длин обозначены: I—III. Микрофотографирование политенных хромосом проводилось с помощью микрофотонасадки МФН-11 при увеличении 90 × 10, после чего готовились микрофотографии хромосом и составлялись их цитологические карты. Каждая из хромосом была поделена на секции, нумерация начиналась, как правило, от короткого плеча; отмечены основные маркеры хромосом: локализация ядрышкового организатора, колец Бальбиани, центромер, гетерозиготных инверсий и другие особенности кариотипа.

Одним из основных методов кариосистематики является сравнительный анализ кариотипов разных видов, который и проводился с использованием цитологических фотокарт политенных хромосом.

Морфологические признаки, имеющие таксономическую значимость, изучали на энтомологических препаратах личинок, зрелых куколок и взрослых насекомых.

При анализе изготовленных нами энтомологических препаратов для определения видовой принадлежности некоторых особей, мы часто обращались за консультацией к ныне покойному проф. А. Е. Тертеряну и чрезвычайно благодарны ему за помощь и поддержку.

ФАУНА МОШЕК АРМЕНИИ (ТЕРТЕРЯН, 1968)

Род *Prosimulium* Roubaud, 1906
* *P. frontatum* Tert., 1956¹
P. petrosum Rubz., 1956
* *P. pronevitshae* Rubz., 1955
Род *Greniera* Doby et David, 1959
G. nairica Tert., 1972
Род *Metacnephia* Crosskey, 1969
M. hajotsdzorensis (Tert., 1952)

¹ Звездочкой отмечены виды, изученные кариологически.

- * *M. hirta* (Rubz et Tert., 1954)
- * *M. subalpina* (Rubz., 1956)
- * *M. terterjani* (Rubz., 1955)
 - Под *Sulcicnephia* Rubz., 1971
 - S. znoikoi* Rubz., 1940
 - Под *Montisimulum* Rubz., 1974
 - * *M. alizadei* (Djaf., 1954)
 - M. ocreastylum* (Rubz., 1956)
- Под *Nevermannia* (*Cnetha* + *Eusimulum*) Enderlein, 1921
 - * *N. akopi* Chub. et Kach., 2000
 - N. arpiensis* Tert. et Kach., 1982
 - * *N. australis* Rubz., 1955
 - * *N. chubarevae* Kach. et Tert., 1981
 - * *N. delizanensis* Rubz., 1956
 - * *N. djafarovi* Rubz., 1962
 - * *N. fontia* Rubz., 1955
 - * *N. garniensis* Rubz., 1955
 - * *N. latipes* (Mg., 1804)
 - N. murvanidzei* Rubz., 1955
 - N. vitilis* Rubz., 1955
 - * *N. zakhariensis* Rubz., 1955
 - Под *Eusimulum* Roubeaud, 1906
 - E. armeniacum* Rubz., 1955
 - E. azerbaidjanicum* Djaf., 1953
 - E. nigrofusipes* Rubz., 1947
 - * *E. paucicuspis* Rubz., 1947
 - * *E. reginae* Tert., 1949
 - Под *Wilhelmia* Enderlein, 1921
 - * *W. avetjanae* Rubz. et Tert., 1952
 - * *W. equina* (L., 1758)
 - * *W. mediterranea* Puri, 1933
 - * *W. paraequina* Puri, 1933
 - * *W. turgaica* Rubz., 1940
 - Под *Obuchovia* Rubz., 1947
 - * *Ob. margaritae* Rubz., 1956
 - Ob. popovae* (Rubz., 1940)
 - Ob. terminasjanae* Tert., 1952
 - Под *Odagmia* Enderlein, 1921
 - * *Od. caucasica* Rubz., 1940
 - Od. cisalpinum* Rubz., 1956
 - * *Od. debacli* Tert., 1952
 - Od. fontanum* Tert., 1952
 - * *Od. kiritshenkoi* Rubz., 1940
 - * *Od. ornata* (Mg., 1818)
 - Od. stenophallum* Tert., 1951
 - * *Od. variegata* (Mg., 1818)
 - Под *Tetisimulum* Rubz., 1963
 - * *T. condici* (Bar., 1926)
 - Под *Simulium* Latreille, 1802
 - S. aureofulgens* Tert., 1949
 - * *S. bergi* Rubz., 1955
 - S. kurense* Rubz. et Tert., 1951
 - S. noelleri* Fried., 1920
 - * *S. tarnogradskii* Rubz., 1940

РЕЗУЛЬТАТЫ

Род *Prosimulium*

P. frontatum — эндемик Армении. По морфологическим и кариотипическим признакам вид резко обособлен от других видов рода. Сбор — с. Апаран, р. Арпа, 1500 м над ур. м., VI 1968. Изучены 3 личинки.

Кариотип: $2n = 6$. Коньюгация гомологов плотная. Хромосома I маркирована расширенной зоной (ER) и связью с ядрышком (N). Короткое плечо (S) хромосомы II определяется по ER и кольцу Бальбиани (BR). Ряд основных маркеров хромосом сходен с *P. pronevitshae*, отличается двумя ER в хромосомах I и II. Это — четкий видовой кариотипический признак (Чубарева и др., 1996).

P. pronevitshae — эндемик Кавказа. Туманянский р-н, пос. Цахкадзор, ручей, 2000 м над ур. м., VI 1968. Изучено 20 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Коньюгация гомологичных хромосом плотная, соотношение их длин выражено неравенством $I > II > III$. Хромосома I связана с N и обладает сильно деспирализованной ER, в пределах которой расположена центромера (Cm). Хромосома II маркирована BR и серией сближенных пuffs (PP) в II S. Хромосома III определяется по веерообразному (F) концу и 2 сближенным PP, разделенным плотным диском (Чубарева и др., 1996).

Род *Metacnephria*

M. hirta — европейско-кавказский вид. Азизбековский р-н, с. Азизбеков, р. Арпа, 1700 м над ур. м., VI 1968. Изучено 25 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Коньюгация гомологов плотная. Все хромосомы — субметацентрические (SM). Длины хромосом: I = 246.4 ± 5.3 мкм, II = 219.4 ± 4.7 , III = 195.3 ± 4.9 мкм; I > II > III. См объединены в хромоцентр (Chr). Хромосома I L вблизи См связана с N. В медианной зоне II S локализовано BR, рядом с теломерой — Р и 5 дисков около См. Хромосома III S маркирована F-концом, медианным Р и двумя сближенными прицентромерными дисками. 28 % особей гетерозиготны по инверсиям (Петрова, 1973а).

M. subalpina — эндемик Кавказа. Кафанский р-н, вблизи с. Каджаран, р. Охчи, 2100 м над ур. м., VII 1968. Изучено 25 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Коньюгация гомологов плотная. См — четкие, распuffлены. Все хромосомы — SM. Длины хромосом: I = 247.0 ± 4.7 мкм, II = 231.7 ± 6.6 , III = 180.0 ± 5.2 мкм; I > II > III. I L определяется по связи с N, II S выявляется по BR и по 5 прицентромерным дискам, III S — F-концом, небольшим Р и двумя сближенными прицентромерными дисками (Петрова, 1973а).

M. terterjani — эндемик Армении. Апаранский р-н, с. Апаран р. Касах, VI 1968. Изучено 25 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Коньюгация гомологов слабее, чем у двух предыдущих видов. Все хромосомы SM. Длины хромосом: I = 289.9 ± 9.3 мкм, II = 252.3 ± 6.0 , III = 207.0 ± 7.3 мкм; I > II > III. См — четкие крупные гетерохроматиновые блоки. I L маркировано связью с N, II S распознается по BR и 5 прицентромерным дискам, III S определяется по F-концу, медианному Р и двум сближенным прицентромерным дискам (Петрова, 1973а, 1973б).

Род *Montisimulium*

M. alizadei — эндемик Кавказа. Азизбековский р-н, с. Гергер, речка, 1656 м над ур. м., VI 1972. Изучено 40 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Коньюгация гомологов плотная, См — тонкие, трудно определяемые диски. I S связано с N. В субмедианной зоне II S локализованы BR и

2 сближенных PP, вблизи Ст — 5 четких дисков. III S маркировано F-концом и несколькими PP, III L с гетерохроматической теломерой.

Вид близок к *M. montium* Rubz., кариотип которого принят за стандарт. *M. alizadei* отличается от стандарта двумя большими гомозиготными инверсиями в IS и III L (Чубарева, Качворян, 1975; Качворян, 1979).

Род *Nevermannia*

N. akopi — эндемик Армении, Абовянский р-н, пос. Джрвеж, Джрвежское ущ., ручей. Изучено 12 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Коньюгация гомологов полная. Ст — четкие, слабо деспирализованы. Хромосома I — метацентрическая (M), хромосомы II и III — SM, IS связано с N; II S распознается по BR, серии сближенных PP и 5 плотным прицентромерным дискам, II L — по двум теломерным дискам, III S — по F-концу, крупным PP и сложному диску между ними. Вид мономорфен (Чубарева, Качворян, 2000).

N. australis — эндемик Кавказа. Туманянский р-н, пос. Акнер; Разданский р-н, пос. Цахкадзор, ручьи. VI—VII 1972. Изучены 27 и 22 личинки соответственно.

Кариотип: $2n = 6$, $2n = 6 + B$. Коньюгация гомологов слабая. Частота особей с B-хромосомами равна 3.7 %. B-хромосомы — интенсивно окрашенные гетерохроматиновые глыбки (Качворян, Тертерян, 1983; Качворян и др., 1998).

N. chubarevae — эндемик Армении. Разданский р-н, с. Цахкадзор, горный ручей, 2100 м над ур. м., IV 1978. Изучены 322 личинки.

Кариотип: $2n = 6$, $2n = 6 + B$. Ст в виде четких гетерохроматиновых дисков, эктопически коньюгирующих. Хромосома I — M, II и III — SM. I > II > III. IS связано с N; II S маркировано BR, двумя PP и 5 четкими прицентромерными дисками; III S — F-концом. 86.6 % особей имели B-хромосому. Добавочные хромосомы двух типов: либо с отчетливой дисковой структурой, либо в виде аморфной глыбки. Обнаружена транслокация N на B-хромосому. По дисковым последовательностям близок *C. australis* (Качворян, Тертерян, 1981; Качворян, 1990, 1990б; Качворян и др., 1993).

N. delizhanensis — эндемик Кавказа. Абовянский р-н, с. Гарни, ручей, 1500 м над ур. м., VI 1972. Изучено 20 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Коньюгация гомологов слабая, Ст — четкие, утолщенные, с грубогранулярной структурой. Такие Ст типичны для видов бывшего рода *Chelocnetha* (Рубцов, 1974). Длины хромосом: I = 287.1 ± 10.6 мкм, II = 208.1 ± 9.1 , III = 191.9 ± 8.7 мкм; I > II = III. IS связано с N, II S маркировано связью с N, II S определяется по BR, крупным PP и 5 прицентромерными дисками. Теломерные участки III S и III L распушфлены (Качворян, 1979; Чубарева, Петрова, 1979).

N. djafarovi — европейско-кавказский вид. Артикский р-н, ручей, 1750 м над ур. м., 27 VI 1979. Изучено 84 личинки.

Кариотип: $2n = 6$, $2n = 6 + B$. Коньюгация гомологов слабая. Ст — четкие, в виде широких дисков, объединяются в Chr; хромосома I — M, хромосомы II и III — SM. Длины хромосом: I = 427.0 ± 1.5 мкм, II = 312.0 ± 1.3 , III = 282.6 ± 1.6 мкм; B-хр. = 30.0 ± 0.6 мкм; I > II > III. IS связано с N, II S маркировано PP и BR, III S — F-концом и PP. Отмечены гетерозиготность по N и появление дополнительных N. 78 % особей имели B-хромосомы. Отмечены 2 типа B-хромосом: с дисковой структурой и без нее (Качворян, 1988б, 1990а, 1990б; Качворян и др., 1993).

N. fontia — эндемик Кавказа. Мартунинский р-н, пос. Цаккар, IX 1972. Изучено 30 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Коньюгация гомологов умеренная. Ст объединены в Chr. Длины хромосом: I = 401.8 ± 16.6 мкм, II = 280.0 ± 9.3 , III = 268.0 ± 9.1 мкм; I > II > III (Качворян, Чубарева, 1974а; Качворян, 1979; Чубарева, Качворян, 2000).

N. garniensis — эндемик Армении. Абовянский р-н, пос. Гарни, ущ. Азат, ручей, IX 1972. Изучено 25 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Конъюгация гомологов плотная. Chr. I > II = III. IS связано с N, в IIS локализованы BR и крупные PP, в теломерной зоне II L — два сближенных диска; IIIIS маркировано F-концом, сдвоенными PP и диском между ними (Качворян, Чубарева, 1974а; Качворян, 1979; Чубарева Качворян, 2000).

N. latipes — палеарктический вид, распространен в Мегринском, Аштаракском, Иджеванском, Кафанском и др. районах Армении (Тертерян, 1968).

Описание кариотипа приводится по материалам из Ленинградской обл., Лужского р-на, р. Обла, VI 1972. Изучено 100 личинок.

Кариотип: $2n = 6$, конъюгация гомологов умеренная, в хромосоме III — слабая. Ст в виде четких плотных дисков. Длины хромосом: I = 577.6 ± 11.7 мкм, II = 397.6 ± 9.9 , III = 341.2 ± 9.2 мкм; I > II > III. IS связано с N, II L маркировано дистальным P; IIS — BR и серией PP; II L — двумя теломерными дисками; дистальная зона III L — 8 толстыми сближенными дисками. Вид полиморфен по гетерозиготным инверсиям в IS, I L, IIIS, III L (Петрухина, 1966; Качворян, Чубарева, 1974а).

N. zakharicensis — эндемик Кавказа. Мартунинский р-н, пос. Гарни, р. Цаккар, VI 1967. Изучено 145 личинок. Р. Варденис, VI 1967. Изучено 80 личинок. Пос. Гарни, ущ. Азат, ручей, лето 1972. Изучено 120 личинок. Пос. Гарни, ущ. Азат, ручей, лето 1992. Изучены 142 личинки.

Кариотип: $2n = 6$, $2n = 6 + B$. Конъюгация гомологов слабая. Ст — отчетливые гетерохроматиновые диски. Длины хромосом: I = 332.3 ± 10.1 мкм, II = 237.6 ± 8.6 , III = 230.6 ± 8.4 мкм; I > II = III. IS связано с N, в IIS локализованы BR и крупные PP; в теломерной зоне II L — два сближенных диска; IIIIS имеет F-конец, два сдвоенных PP с толстым диском между ними. Частоты особей с B-хромосомами колебались в разные годы от 10.8 до 26.8 %. B-хромосомы с четкой дисковой структурой. Обнаружена одна триплоидная особь ($3n = 9$) (Качворян, Чубарева, 1974а, 1974б; Чубарева и др., 1974; Качворян, 1979; Чубарева, Качворян, 2000).

Род *Eusimulium*

E. paucicuspis — обнаружен в ряде районов Армении (Тертерян, 1968). Известен из Таджикистана и Туркмении. Описание кариотипа дано по материалам из Таджикистана: Варзобское ущ., Кондара, ручей, 1800 м над ур. м., VI 1969. Изучено 30 личинок.

Кариотип: $2n = 4$. Конъюгация гомологов плотная. Ст — четкие длины хромосом: I = 480.0 ± 10.3 , II = 362.3 ± 7.2 мкм; I > II. Основные маркеры те же, что у *E. reginae*; отличается гомозиготной инверсией в хромосоме II. Теломеры объединены в гетерохроматиновый блок (Чубарева, Петрова, 1979).

E. reginae — эндемик Кавказа. Абовянский р-н, с. Джрвеж, Джрвежское ущ., ручей, VI 1967; окр. Тбилиси, ручей, V 1968. Изучено 17 личинок.

Кариотип: $2n = 4$. Конъюгация гомологов плотная. Длины хромосом: I = 520.0 ± 12.8 , II = 361.2 ± 3.1 мкм; I > II. Хромосома I маркирована ER, сдвоенными PP и BR, хромосома II — связью с N. Ст морфологически не выражены. Отмечены эктопические теломерные контакты (Чубарева, Петрова, 1979; Чубарева, 1979б; Чубарева, 1980).

Род *Wilhelmia*

W. avetjanae — показано (Тертерян, 1968), что вид на всех стадиях развития сходен с *W. equina*. Р. Цаккар и р. Аргичи, 2000 м над ур. м., I—V 1967. Изучено 87 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Длины хромосом: I = 324.0 ± 7.1 мкм, II = 256.0 ± 8.3 , III = 208 ± 5.1 мкм; I > II > III. Кариологический анализ выявил, что между *W. avetjanae* и *W. equina* различий нет (Гринчук, 1970).

W. equina — палеарктический вид, в Армении распространен повсеместно (Тертерян, 1968). Описание кариотипа приводится по материалам из Ленинградской обл., ст. Лосево, р. Вуокса, I—II 1966. Изучено 539 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Коньюгация гомологов плотная. Длины хромосом: I = 309.0 ± 4.9 мкм, II = 237.0 ± 5.7 , III = 174.0 ± 5.1 мкм; I > II > III. Сочетание плеч хромосом: I = IS + II L, II = IIS + I L, III = III S + III L (Weber, Grunwald, 1989). См — четкие, в хромосоме I имеется грубо структурированная ER, разделяющая N и См. На дистальном конце IIS, у теломеры, локализованы BR и серия крупных PP, в II L — крупный Р и серия менее активных PP. Теломерные участки III S и III L — деспирализованы, в медианной зоне III S расположен большой Р с прилегающим к нему толстым гетерохроматиновым диском.

Вид высокополиморфный. Изучен географический и сезонный хромосомный полиморфизм (Гринчук, 1969а, 1969б; Гринчук, Чубарева, 1974, 1975).

W. mediterranea — с. Аштарак, р. Касах, VI 1967; окр. Тбилиси, канал, VII 1968. Изучено 90 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Коньюгация гомологов слабая. Длины хромосом: I = 310 мкм, II = 248, III = 191 мкм; I > II > III. Основные маркеры как у *W. equina*. Хромосома I узнается по связи с N и ER; IIS — по прителомерным BR и PP, III S — по F-концу. Обнаружена одна триплоидная ($3n = 9$) личинка (Гринчук, Чубарева, 1972, 1975; Чубарева и др., 1974).

W. paraequina — европейско-кавказский вид. р. Касах, V 1967, изучено 16 личинок; р. Дебет, 12 VI 1999, изучено 98 личинок; канал Мегри, 23 VIII 2000, изучены 43 личинки; р. Мегриет, 04 VI 2001, изучено 30 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Сочетание плеч хромосом: I = IS + II L, II = IIS + I L, III = III S + III L. Длины хромосом: I = 424.0 ± 16.8 мкм, II = 380.1 ± 10.1 , III = 263.0 ± 9.6 мкм; I > II > III. Характерен неполный Chr. Вид высокополиморфен по гетерозиготным инверсиям (95.63 % особей), $Y_1 = II\ L-5 + II\ L-1$, $Y_2 = II\ L-5 + II\ L-3$. По частотам и типам половых инверсий выделяются два цитотипа: цитотип А (популяции Дебет — Мегриет) и цитотип В (популяция канал Мегри) (Гринчук, Чубарева, 1975; Петрова и др., 2003).

W. turgaica — окр. Еревана, оросительный канал, VI 1967. Изучено 60 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Коньюгация гомологов плотная. См объединены в Chr. Теломерная эктопическая коньюгация, I L связано с N, IIS маркировано BR и крупным Р, расположенным в медианной зоне плеча. Вид полиморфен по гетерозиготным инверсиям (Гринчук, Чубарева, 1974).

Род *Obuchovia*

Ob. margaritae — Аштаракский р-н, р. Касах. V 1967; Мартунинский р-н, р. Аргичи, VI 1967, 1800 м над ур. м. Изучено 25 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Коньюгация гомологов плотная за исключением медианной зоны хромосомы I и дистальных концов II L и IIS. См — четкие. Длины хромосом: I = 551.8 ± 7.5 мкм, II = 321.2 ± 9.6 , III = 297.1 ± 7.9 мкм; I > II = III. В I L локализовано несколько сближенных PP, в IIS — BR и несколько PP, III L связано с N (Чубарева, 1978).

Род *Odagmia*

Od. caucasica — европейско-кавказский вид. Мартунинский р-н, с. Мартуни, р. Цаккар, 2000 м над ур. м., VI 1967. Изучено 250 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Коньюгация гомологов очень слабая, N связано с III L, См — четкие. Длины хромосом: I = 455.3 ± 6.5 мкм, II = 334.1 ± 5.3 , III = 347.7 ± 5.5 мкм; I > II = III. IIS с крупными PP, BR и 5 прителомерными дисками, конец III S F-формы, в дистальной зоне III L — маркер «сложенная гармонь». Кариогенетически близок к *Od. ornata*, отличается от него двумя гомозиготными инверсиями в IS и III L и морфологией центромер (Чубарева, Ралчева, 1974; Kachvorian е. а., 2000).

Od. debacli — по данным Тертеряна (1968) обитает во многих районах Армении. Кариотип изучен на материале из р. Аше Краснодарского края, VI 1963. Изучены 5 личинок.

Кариотип описывается впервые. $2n = 6$. Коньюгация гомологов умеренная, на концах слабая. III L связано с N. См — четкие, плотные диски. I > II = III. IS с «Sim-концом», IIS — с PP, BR и 5 прицентромерными дисками, IIIS — с двумя сближенными PP и толстым диском между ними. Гетерозиготные инверсии в I L и II L.

Od. kiritshenkoi — Аштаракский р-н, р. Касах, V 1966 и р. Азат, VI 1967. Изучено 94 личинки.

Кариотип: $2n = 6$. Коньюгация гомологов слабая, III L связано с N, См — четкие. IS маркировано «Sim-концом» и 3 толстыми сближенными прицентромерными дисками, IIS — 3 крупными PP, BR и 5 дисками в прицентромерной зоне, III L — маркером «сложенная гармонь». Кариотипически близок к *Od. caucasica*. У одной самки обнаружен мозаицизм по числу хромосом: $1/4$ гонады была представлена триплоидными оогониями ($3n = 9$), остальные $3/4$ содержали $2n = 6$ (Чубарева, 1968; Чубарева, Петрова, 1979).

Od. ornata — типовой вид рода. В Армении встречается за пределами долины р. Аракс (Тертерян, 1968). Кариотип данного вида исследован у личинок из Ленинградской обл. (Лужский р-н, р. Обла; Старый Петергоф, речка; Пудость, р. Оредеж, VI 1963—VI 1983). Изучено 3515 личинок.

Кариотип: $2n = 6$, $2n = 6 + B$. Коньюгация гомологов слабая, III L связано с N. См — четкие. Длины хромосом: I = 453.5 ± 11.2 мкм, II = 321.8 ± 8.1 , III = 327.6 ± 8.3 мкм; I > II = III. IS маркировано «Sim-концом» и 3 сближенными дисками в прицентромерной зоне; IIS — серией PP, BR и 5 прицентромерными дисками; IIIS — F-концом, III L — маркером «сложенная гармонь». Система определения пола: XX-XY (гетерозиготная инверсия у самцов в III L) (Чубарева, Щербаков, 1963; Чубарева, Цапыгина, 1965; Щербаков, 1965; Чубарева, Петрова, 1968, 1984; Чубарева, 1974; Чубарева, Качворян, 1993; Качворян и др., 1996).

Od. variegata — европейско-кавказский вид. Вблизи пос. Аштарак, р. Амберд, V 1966. Изучены 72 личинки; ручей в окрестностях с. Алаверди, VI 1999. Изучено 12 личинок.

Кариотип: $2n = 6$, $2n = 6 + B$. Коньюгация гомологов умеренная, местами слабая, III L связано с N, См — четкие, значительно утолщенные с хромомерной структурой. Длины хромосом: I = 303.8 ± 1.1 мкм, II = 207.1 ± 1.0 , III = 187.6 ± 0.5 мкм; I > II = III. В IS — маркер «Sim-конец», в IIS — несколько крупных PP, BR и 5 прицентромерных дисков, в III L — маркер «сложенная гармонь». 17.07 % особей содержали B-хромосомы (Чубарева, Петрова, 1968; Чубарева, 1968; Чубарева, Ралчева, 1974).

Род *Tetisimulium*

T. condici — Шамшадинский р-н, загрязненный ручей, VIII 1986. Изучено 48 личинок.

Кариотип: $2n = 6$, $2n = 6 + B$. Коньюгация гомологов слабая, III L связано с N. См — четкие, в виде плотных дисков. I > II = III. IIS определяется по двум PP, BR и 5 прицентромерным дискам; конец IIIS слегка расширен, на конце III L — маркер в виде плотно сгруппированных 8 дисков, напоминающих «сложенную гармонь». 43.75 % особей обладали B-хромосомами (Качворян, 1988а; 1989; Качворян и др., 1992).

Род *Simulium*

S. bergi — эндемик Кавказа. Мартунинский р-н, р. Аргичи, VI 1967. Изучено 28 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Коньюгация гомологов плотная. III L связано с N. См — нечеткие, распухленные. I > II = III. IS определяется по маркеру «5тД'-П-Д» (Sim-

конец) и 3 сближенным плотным дискам в прицентромерной зоне; IIS — по двум PP, BR и 5 прицентромерным дискам; IIS — по F-концу, двум PP и толстому диску между ними. Единичные гетерозиготные инверсии в IS и II L (Чубарева, Петрова, 1979).

S. noelleri — палеарктический вид. Ереван, Ахтакский парк, VI 1999. Изучено 76 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Конъюгация гомологов умеренная, Ст — четкие. Проксимальная зона IS маркирована тремя толстыми сблоченными дисками. IL — несколькими крупными PP, IIS — BR и крупным P. IIL связано с N. По сравнению со стандартом обнаружены фиксированные инверсии IS-1, IS-2, I L-1, I L-2, IIS-3, II L-1, II L-2, III L-1, III L-2.

S. tarnogradskii — эндемик Кавказа. Алaverдинский р-н, пос. Ахтала, р. Дебед, VI 1967; кариотип изучен по материалам из р. Шахе, Краснодарский край, V 1968. Изучено 10 личинок.

Кариотип: $2n = 6$. Конъюгация гомологов плотная, III L связано с N. Ст — четкие гетерохроматиновые диски. I > II = III. IS маркировано «Sim-концом», IIS — двумя PP, BR и 5 прицентромерными дисками; IIS без F-конца, в медианной зоне этого плеча локализованы два PP, разделенные толстым диском (Чубарева, Петрова, 1979; Adler, Kachvorian, 2000).

ОБСУЖДЕНИЕ

Из 50 известных для Армении видов мошек (Тертерян, 1968; Рубцов, 1956), относящихся к 12 родам, кариотипы изучены у 31 вида (65 %), среди них 9 видов из рода *Nevermannia*, по 5 — из родов *Odagmia* и *Wilhelmia*, 3 — из рода *Metacnephria*, в остальных родах изучено по 1—2 видам. Метод кариологического анализа успешно применяется для диагностики мошек Армении, в особенности когда виды морфологически трудно различимы.

Сопоставляя полученные данные и анализируя приведенные выше характеристики кариотипов изученных видов Армении, нельзя не обратить внимание на то, что всем этим видам свойственна определенная стабильность кариотипических признаков. Она проявляется, в первую очередь, в числе хромосом: большинство изученных видов имеют $2n = 6$ и только у представителей рода *Eusimulium* — $2n = 4$. Надо отметить, что в бисексуальных диплоидных популяциях *N. zakhariensis* и *W. mediterranea* обнаружено по триплоидному спонтанному мутанту ($3n = 9$) (Чубарева и др., 1974), а у *Od. kiritschenkoi* — триплоидный мозаик (Чубарева, 1968).

У всех видов хромосомы — субметацентрические и только у некоторых видов хромосомы I метацентрические (например, в роде *Odagmia*). Типичное для семейства сочетание плеч хромосом: I = IS + I L, II = IIS + II L и III = IIS + III L. Однако у видов рода *Wilhelmia* обнаружен взаимный обмен хромосомными плечами: I = IS + II L, II = IIS + I L, и III = IIS + III L (Weber, Grunewald, 1989). В семействе это не первый случай, подобные транслокации плеч описаны у отдельных видов родов *Twinnia* (Rothfels, Freeman, 1966), *Prosimulium* (Rothfels, Freeman, 1983), у всех видов подрода *Metomphalus* рода *Simulium* (Rothfels, 1979) и рода *Metacnephria* (Procupier, 1982). Семейство мошек — мононуклеолярное, в кариотипах всегда одно ядрышко, связанное либо с хромосомой I (виды родов *Prosimulium*, *Metacnephria*, *Sulcicnephria*, *Montisimulium* и др.), либо с хромосомой III (виды родов *Simulium*, *Odagmia*). Впервые на мошках Армении обнаружена тесная связь ядрышка с В-хромосомой (*N. zakhariensis*), а также транслокация ядрышкового организатора на В-хромосому (*N. chubarevae*). У *N. djafarovi* обычно ядрышко связано с хромосомой I, при этом у 11 особей была обнаружена транслокация части ядрышкового организатора на другие участки хромосом I—III; такие дополнительные ядрышки появлялись только у особей, имеющих в кариотипах дополнительные В-хромосомы. Этот феномен демонстрирует тесную корреляцию между присутствием в геноме В-хромосом и морфофункциональным состоянием ядрышка. Лабильность ядрышка и его связь с В-хромосомами указывают на важную роль регуляторных генов в микроэволюции семейства (Качворян и др., 1998).

В ходе проведенных исследований выявлен ряд хромосомных маркеров, локализация которых также константна. Так, у всех изученных видов, в прителомерном участке IS находится маркер «Sim-конец» с характерным рисунком дисков. В II S всегда можно обнаружить несколько PP, BR и 5 прицентромерных четких дисков. В медианной зоне III S имеются два сближенных PP, разделенные толстым диском, а в III L недалеко от теломеры локализован маркер «сложенная гармонь». Основной принцип кариосистематики — сравнительно-кариологическое сопоставление цитологических хромосомных карт разных таксонов. Размеры политетенных хромосом и видоспецифический рисунок их дисков обеспечивают надежность результатов сравнительного анализа видов.

Различия в последовательностях дисков у разных видов возникают как следствие хромосомных перестроек, которые могут коррелировать с определенными фенотипическими признаками, характеризующими данный вид. В связи с этим были изучены отдельные морфологические признаки, в основном у личинок, и проведена диагностическая оценка их внутривидовой и внутрипопуляционной изменчивости (Тертерян, Качворян, 1975; Качворян, Тертерян, 1983).

Таким образом, в основе кариосистематики лежит принцип изучения признаков кариотипа, что является важным дополнением к морфологическому диагнозу того или иного вида. Нередко из-за значительного морфологического сходства личинок возникают трудности в определении видовой принадлежности особи. Данные кариологического анализа в такой ситуации совершенно необходимы. Примером может послужить изучение 3 горно-родниковых симпатрических видов: *N. zakharicensis*, *N. garniensis* и *N. fontia*, крайне слабо различающихся по морфологии личинок. Сопоставление хромосомных карт этих видов показало, что они хорошо отличаются по кариотипическим признакам: *N. zakharicensis* характеризуется слабой конъюгацией гомологичных хромосом и геномным полиморфизмом по В-хромосомам; в отличие от него *N. garniensis* и *N. fontia* обладают прочными хромоцентрами, но отличаются между собой степенью конъюгации гомологов и дисковыми последовательностями одноименных хромосом. Следовательно, специфичность рисунка дисков политетенных хромосом является надежным диагностическим критерием вида. В ряде случаев изучение кариотипа способствует не только подтверждению валидности видов (Чубарева и др., 1996), но часто является основой при описании новых видов, например *N. akopi* (Чубарева, Качворян, 2000) или *N. chubarevae* (Качворян, Тертерян, 1981).

Популяционно-кариологические исследования выявили мономорфность одних видов (*P. pronevitshae*, *M. subalpina*, *M. gvilitense*, *N. delizanensis* и др.) и высокий уровень инверсионного полиморфизма других (*Nevermannia*, *Wilhelmsia* и др.). Показано, что разнообразие и высокая концентрация гетерозиготных инверсий в природных популяциях способствуют их адаптации к необычным или стрессовым условиям обитания. Известно, что гетерозиготы по сравнению с гомозиготами имеют более высокую жизнеспособность, у них шире норма реакции, больший диапазон адаптивных возможностей. Такие виды, как правило, широко распространены. Так, у *W. paraequina* изучено 3 популяции из разных районов Армении. 95.6 % исследованных особей имели гетерозиготные инверсии во всех плечах хромосом. Применение индекса сходства Животовского показало, что по уровню полиморфизма популяции не различались, но различия оказались связанными с формированием пол-определяющих систем. Популяции Дебет—Мегригет имеют Y_1X -XX систему определения пола, а популяция канал (Мегри) — Y_2X -XX. На основе этих данных выдвинуто предположение о формировании внутри одного морфотипа *W. paraequina* двух цитологических типов, различающихся не только местообитанием, но в основном цитологическим определением пола (Петрова и др., 2003). Таким образом, приведенный пример демонстрирует иную сторону значимости инверсионного полиморфизма: он лежит в основе микродифференциальных процессов, происходящих между популяциями вида.

Геномный полиморфизм или наличие в кариотипах дополнительных В-хромосом обнаружен у 7 видов из 3 родов. Показано, что частота встречаемости особей с такими хромосомами в разных биотопах различна и в каждой популяции существует свой

уровень отбора и аккумуляции особей с дополнительными хромосомами. Известно, что присутствие В-хромосом способствует повышению рекомбинационной изменчивости генотипа, а значит и адаптации особи к конкретным условиям. Антропогенное воздействие на генофонд всего живого на Земле увеличивается из года в год, осложняя и ухудшая экологию. Подтверждением этого является изменение кариофонда одного из синантропных видов кровососущих москитов Армении — *N. zakhariensis*. Обитание и высокая численность этого вида приурочены к освоенным человеком районам. Кариотипической особенностью этого вида является геномный полиморфизм. Летом 1972 г. была проанализирована большая выборка (120 личинок) из природной популяции, обитающей в ущелье р. Азат (пос. Гарни) (Качворян, Чубарева, 1974а). 89.2 % особей данной выборки характеризовались $2n = 6$, а 10.8 % имели в своих кариотипах добавочные В-хромосомы ($2n = 6 + B$). Через 20 лет, в 1992 г., в той же зоне ущелья был проведен и кариологически изучен очередной сбор (142 личинки). Оказалось, что 73.2 % особей имели стандартный кариотип ($2n = 6$), а 26.8 % — имели $2n = 6 + B$ (Качворян и др., 1996). Таким образом, за 20 лет доля особей с добавочными хромосомами увеличилась почти в 2.5 раза. Полученные результаты мы связываем с изменением экологии в этом густонаселенном районе Армении в связи с антропогенным воздействием на водоемы и окружающую среду. За эти 20 лет регулярно проводились мелиоративные работы, изменившие ландшафт, постоянно велась борьба с вредителями сельскохозяйственных и культурных растений с применением различных химических веществ и другие мероприятия, что и привело к соответствующим результатам. Аналогичные данные получены при анализе кариофонда природных популяций другого синантропного вида *Odagmia ornata*, из пригорода С.-Петербурга. За 20 лет, с 1963 по 1983 г., в результате антропогенного давления, доля особей с В-хромосомами в исследованной популяции возросла вдвое, с 20.7 до 40.9 %.

В Армении обитает значительное число видов с палеарктическим ареалом, выходящим за пределы не только Армении, но и Кавказа. Изучение кариотипов по ареалу широко распространенных видов представляет большой интерес. Популяционный сравнительно-кариологический анализ, во-первых, представит более полную картину генофонда каждого вида, во-вторых, способствует изучению хромосомного или геномного полиморфизма, как механизма адаптации популяций к разнообразным условиям обитания и, в-третьих, поможет установить четкие кариологические различия между видами и провести анализ хромосомных перестроек, участвующих в эволюции кариотипа (Петрова, 1979; Петрова и др., 1996).

Известно, что в семействе существует большое число видов-близнецов, когда под одним названием (морфотипом) существуют четко различающиеся цитологические сиблинг-виды или хромосомные расы, или зарождающиеся виды (Чубарева, Петрова. 2002). В таком морфологически слабо дифференцированном крайне специфическом семействе кариологический анализ приобретает особо важное значение. Дальнейшее изучение кариотипов москитов Армении, без сомнения, перспективно и приведет к описанию новых видов для науки, новых видов для региона и привнесет существенный вклад в таксономию и систематику семейства.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-48649) и международного гранта MNTС № А676.

Список литературы

Гринчук Т. М. Кариологический анализ лошадиной москиты в связи с ее сезонной изменчивостью // Цитология. 1969а. Т. 11, № 3. С. 320—327.

Гринчук Т. М. Изучение кариологической структуры природных популяций лошадиной москиты из разных местностей // Цитология. 1969б. Т. 11, № 9. С. 1049—1056.

Гринчук Т. М. О таксономическом ранге *Wilhelmia arietjanae* Rubz. et Tert. (Diptera, Simuliidae) // Паразитология. 1970. Т. 4, № 5. С. 423—432.

Гринчук Т. М., Чубарева Л. А. Сравнительно-кариологический анализ двух близкородственных видов москитов рода *Wilhelmia* // Цитология. 1972. Т. 14, № 3. С. 379—383.

Гринчук Т. М., Чубарева Л. А. О межгрупповых кариологических различиях некоторых представителей мошек рода *Wilhelmia* // Цитология. 1974. Т. 16, № 11. С. 1432—1435.

Гринчук Т. М., Чубарева Л. А. Кариологический метод в таксономической диагностике рода *Wilhelmia* End. (Simuliidae, Diptera) // Цитология. 1975. Т. 17, № 2. С. 195—199.

Качворян Э. А. Сравнительно-кариологический анализ представителей родов *Montisimulium* Rubz., *Cnetha* End. и *Chelocnetha* End. (Diptera, Simuliidae) // Кариосистематика беспозвоночных животных. Л.: ЗИН АН СССР, 1979. С. 56—57.

Качворян Э. А. Сравнительно-кариологическое изучение мошки *Tetisimulium condici* (Diptera, Simuliidae) из двух географически изолированных популяций Армении // Биол. журн. Арм. 1988а. Т. 41, № 9. С. 752—756.

Качворян Э. А. В-хромосомы в генофонде популяции *Cnetha djafarovi* Rubz. (Diptera, Simuliidae) // Биол. журн. Арм. 1988б. Т. 41, № 6. С. 454—458.

Качворян Э. А. Ядрышковый полиморфизм в природных популяциях мошки *Tetisimulium* // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 2. С. 134—139.

Качворян Э. А. Ядрышковый полиморфизм и гетерозиготность по пуффам в природной популяции *Cnetha djafarovi* Rubz. (Diptera, Simuliidae) // Биол. журн. Арм. 1990а. Т. 43, № 5. С. 378—382.

Качворян Э. А. Сравнительно-кариологическое изучение двух близких видов мошек рода *Cnetha* End. (Diptera, Simuliidae) // Энтомол. обзор. 1990б. Т. 69, вып. 1. С. 215—229.

Качворян Э. А., Тертерян А. Е. Новый вид мошек (Diptera, Simuliidae) из Армянской ССР // ДАН АрмССР. 1981. Т. 73, № 3. С. 181—185.

Качворян Э. А., Тертерян А. Е. Морфологическая изменчивость личинок мошек *Cnetha australis* Rubz. и *Cnetha chubarevae* Kach. et Tert. (Diptera, Simuliidae) // Энтомол. обзор. 1983. Т. 62, вып. 2. С. 348—355.

Качворян Э. А., Чубарева Л. А. Кариотипические особенности четырех видов мошек рода *Eusimulium* Roub. (Simuliidae, Diptera) из Армении и генетические связи между ними // Биол. журн. Арм. 1974а. Т. 27, № 5. С. 61—69.

Качворян Э. А., Чубарева Л. А. К вопросу о хромосомном полиморфизме в природных популяциях *Eusimulium zakharinense* Rubz. // Биол. журн. Арм. 1974б. Т. 27, № 11. С. 30—36.

Качворян Э. А., Чубарева Л. А., Петрова Н. А. Сравнительно-кариологическое изучение двух видов мошек рода *Tetisimulium* Rubz. (Simuliidae, Diptera) // Успехи энтомологии в СССР. Двукрылые: систематика, экология, медицинское и ветеринарное значение. СПб.: изд. ЗИН РАН, 1992. С. 145—148.

Качворян Э. А., Усова З. В., Оганесян И. С. Генетические связи двух близких видов мошек рода *Cnetha* End. (Diptera, Simuliidae) // Кариосистематика беспозвоночных животных, II. СПб.: изд. ЗИН РАН, 1993. С. 85—88.

Качворян Э. А., Петрова Н. А., Чубарева Л. А., Мирумян Л. С. Микроэволюционные процессы в популяциях симпатрических видов мошек // Тез. докл. конф. «Вопросы охраны природы». Ереван, 1998. С. 66—67.

Качворян Э. А., Чубарева Л. А., Петрова Н. А., Мирумян Л. С. Изменение частот В-хромосом у синантропных видов кровососущих мошек (Diptera, Simuliidae) // Генетика. 1996. Т. 32, № 5. С. 637—640.

Петрова Н. А. Сравнительно-кариологическое изучение трех видов мошек рода *Metacnephria* из Армении // Цитология. 1973а. Т. 15, № 4. С. 439—445.

Петрова Н. А. Сравнительно-кариологический анализ трех родов сем. Simuliidae (Diptera) // Цитология. 1973б. Т. 15, № 8. С. 1055—1059.

Петрова Н. А. Роль хромосомных перестроек в дивергенции видов рода *Metacnephria* (Diptera, Simuliidae) // Экологические и морфологические основы систематики двукрылых насекомых. Л.: изд. ЗИН АН СССР, 1979. С. 40—50.

Петрова Н. А., Чубарева Л. А., Качворян Э. А. Преобразования структуры кариотипа кровососущих мошек Палеарктики в процессе эволюции семейства (Diptera, Simuliidae) // Кариосистематика беспозвоночных животных, III. М.: МГУ, 1996. С. 59—62.

Петрова Н. А., Чубарева Л. А., Адлер Р. Н., Качворян Э. А. Цитогенетические особенности кровососущей мошки *Wilhelmia paraequina* Puri (Diptera, Simuliidae) Армении // Генетика. 2003. Т. 39, № 1. С. 1—10.

Петрухина Т. Е. Хромосомный полиморфизм в популяциях мошек вида *Eusimulium latipes latipes* Mg. // Генетика. 1966. Т. 12. С. 78—84.

Рубцов И. А. Мошки (сем. Simuliidae). 2-е изд. М.; Л., 1956. 860 с. (Фауна СССР; Т. 6. Вып. 6).

Рубцов И. А. Об эволюции, филогении и классификации семейства мошек (Simuliidae, Diptera) // Тр. ЗИН АН СССР. Л. 1974. Т. 53. С. 230—281.

Рубцов И. А., Янковский А. В. Определитель родов мошек Палеарктики. Л.: Наука, 1984. 175 с.

Тертерян А. Е. Мошки (Simuliidae). Фауна Армянской ССР. Ереван, 1968. 272 с.

Тертерян А. Е., Качворян Э. А. Внутривидовая изменчивость и диагностическая оценка отдельных признаков у мошки *Eusimulium zakharieense* Rubz. (Diptera: Simuliidae) // Биол. журн. Арм. ВИНИТИ. 1975. С. 1—46.

Чубарева Л. А. О полиплоидии у мошек (отр. Diptera, сем. Simuliidae) // Цитология и генетика. 1968. Т. 2, № 5. С. 453—456.

Чубарева Л. А. Хромосомный полиморфизм в природных популяциях кровососущих мошек и некоторых других двукрылых насекомых // Цитология. 1974. Т. 16, № 3. С. 267—280.

Чубарева Л. А. Кариотипические признаки и генетические связи рода *Obuchovia* Rubzov (Simuliidae, Diptera) // Цитология. 1978. Т. 20, № 9. С. 1082—1089.

Чубарева Л. А. Кариотипические признаки четырех видов мошек трибы *Simuliini* (Simuliidae, Diptera) // Цитология. 1979а. Т. 21, № 1. С. 100—106.

Чубарева Л. А. Кариотипические признаки мошек рода *Eusimulium* Roub. в сравнении с другими родами трибы *Eusimuliini* (Diptera, Simuliidae) // Экологические и морфологические основы систематики двукрылых насекомых. Л.: изд. ЗИН АН СССР, 1979б. С. 111—113.

Чубарева Л. А., Гринчук Т. М., Качворян Э. А. К вопросу о триплоидии в природных популяциях кровососущих мошек // Цитология. 1974. Т. 16, № 2. С. 253—255.

Чубарева Л. А., Качворян Э. А. Сравнительно-кариологическое изучение двух видов мошек рода *Eusimulium* // Цитология. 1975. Т. 17, № 3. С. 351—354.

Чубарева Л. А., Качворян Э. А. Морфологические признаки и геномный полиморфизм у мошек *Odagmia ornata* Mg. (Diptera, Simuliidae) // Кариосистематика беспозвоночных животных, II. СПб.: изд. ЗИН РАН, 1993. С. 80—81.

Чубарева Л. А., Качворян Э. А. Морфо-кариотипический анализ пяти видов мошек рода *Spetha* (Simuliidae, Diptera) с описанием нового вида из Джервежского ущелья Армении // Паразитология. 2000. Т. 34, № 6. С. 470—476.

Чубарева Л. А., Петрова Н. А. Гомологичные ряды хромосомного полиморфизма в природных популяциях мошек // Цитология. 1968. Т. 10, № 10. С. 1248—1256.

Чубарева Л. А., Петрова Н. А. Основные характеристики кариотипов мошек (Diptera, Simuliidae) мировой фауны // Кариосистематика беспозвоночных животных. Л.: изд. ЗИН АН СССР, 1979. С. 58—95.

Чубарева Л. А., Петрова Н. А. Методика приготовления цитологических препаратов для кариологического изучения двукрылых насекомых // Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых. Тр. ЗИН АН СССР, 1980. Т. 95. С. 73—80.

Чубарева Л. А., Петрова Н. А. В-хромосомы кровососущих мошек (Simuliidae, Diptera) // Генетика. 1984. Т. 20, № 4. С. 570—578.

Чубарева Л. А., Петрова Н. А. Кариотипы мошек мировой фауны (Simuliidae, Diptera) // Энтомол. обозр. 2003. Т. 82, № 1. С. 939—993.

Чубарева Л. А., Петрова Н. А., Качворян Э. А. Морфо-кариотипические признаки четырех видов мошек (Simuliidae, Diptera) // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 1. С. 3—12.

Чубарева Л. А., Ралчева Н. М. Сравнительно-кариологическое изучение некоторых видов мошек рода *Odagmia* End. // Цитология. 1974. Т. 16, № 9. С. 1159—1164.

Чубарева Л. А., Цапыгина Р. И. Некоторые данные о триплоидах в естественных популяциях вида *Odagmia ornata* Mg (Simuliidae, Diptera) // Генетика. 1965. Т. 3. С. 15—18.

Чубарева Л. А., Щербаков Е. С. Изучение кариотипов некоторых видов мошек (сем. Simuliidae) // ДАН СССР. 1963. Т. 153, № 5. С. 1183—1185

Щербаков Е. С. Сезонная динамика численности личинок мошек (сем. Simuliidae) с различными кариотипами и геномный полиморфизм // Журн. общ. биол. 1965. Т. 26, № 6. С. 653—666.

Adler P. H., Kachvoryan E. A. Cytogenetics of the Holarctic black fly *Simulium noelleri* (Diptera, Simuliidae) // Can. J. Zool. 2000. Vol. 79. P. 1972—1979.

Chubareva L. A. Karyotypical features and taxonomic position of the genus *Eusimulium* (Diptera, Simuliidae) // Animal Genetics and Evolution. The Hague, 1980. P. 57—61.

Crosskey R. W. An annotated checklist of the world black flies (Diptera: Simuliidae) // Blackflies: Ecology, Population Management and Annotated World List. Kim K. C. and Merritt R. W. (Eds). Pensylv. St. Univers., Univers. Park, PA. 1988. P. 425—520.

Kachvoryan E. A., Harutyunova M. V., Adler P. H. Variability of morphological and karyological features of *Simulium caucasicum* (Diptera, Simuliidae) associated with anthropogenic factors in Armenia // Proc. of republic youth scient. Conf. 2000. Eriwan. P. 77—80.

Procnier W. S. A cytological description of ten taxa in *Metacnephia* (Diptera, Simuliidae) // *Canad. J. Zool.* 1982. Vol. 60, N 11. P. 2852—2865.

Rothfels K. H. Cytotaxonomy of black flies (Simuliidae) // *Ann. Rev. Entomol.* 1979. Vol. 24. P. 507—539.

Rothfels K. H., Freeman D. M. The salivary gland chromosomes of three North American species of *Twinnia* // *Can. J. Zool.* 1966. Vol. 44. P. 935—945.

Rothfels K. H., Freeman D. M. A new species of *Prosimulium* (Diptera: Simuliidae): an interchange as a primary reproductive isolating mechanism? // *Can. J. Zool.* 1983. Vol. 61. P. 2612—2617.

Weber E. A., Grunwald J. Cytotaxonomic differentiation of *Wilhelmia equina* (Linné, 1747) and *Wilhelmia lineata* (Meigen, 1804) (Diptera, Simuliidae) // *Genome*. 1989. Vol. 32. N 4. P. 589—595.

Институт молекулярной биологии НАН РА, Ереван,
Республика Армения, 375014;
Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург,
Россия, 199034

Поступила 20.10.2002

THE RESULTS OF KARYOLOGICAL STUDY OF BLACK FLIES (DIPTERA, SIMULIIDAE) IN ARMENIA

E. A. Kachvoryan, N. A. Petrova, L. A. Chubareva

Key words: Simuliidae, karyotypes, Armenia.

SUMMARY

Karyotypes of 31 species of black flies belonging to 11 genera have been examined. The morphology of polytene chromosomes from salivary glands of larvae and mitotic chromosomes of gonads and ganglia have been studied.

It was found that most species have $2n = 6$, except the *Eusimulium* species, which have $2n = 4$. Each species is characterised by a specific pattern of polytene chromosomes. It was found that widely spread species are polymorphic in heterozygous inversions and additional B-chromosomes. The use of karyological studies in taxonomic diagnostics of black flies, especially in the cases when species are similar morphologically, was shown to be expedient.